

Experimentell-ontogenetische Untersuchungen an Phragmobasidien*

R. BAUER und F. OBERWINKLER

Lehrstuhl Spezielle Botanik der Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 1
D-7400 Tübingen 1

Eingegangen am 30.6.1986

Bauer, R. & F. Oberwinkler (1986) – Ontogenetic and experimental studies in phragmobasidia. *Z. Mykol.* 52 (2): 259–270.

Key Words: Heterobasidiomycetes, *Agaricostilbum pulcherrimum*, *Gymnosporangium clavariiforme*, *Helicogloea lagerheimii*, *Phleogena faginea*, *Platygløea peniophorae*, *Sphacelotheca polygøni-persicariae*, phragmobasidia, basidiospore development, basidiospores.

Abstract: Basidial development and basidiospore germination of selected species of phragmobasidiomycetes have been investigated under various cultural conditions. Auricularioid basidial cells may produce yeasts, ballistospores, microconidia or hyphae. Similar substrate conditions are responsible for identical basidial differentiation and spore germination. Therefore, the basidial cell of these auricularioid fungi is considered to represent the final ontogenetic state connected with a meiotic process. Consequently, diverse basidiospore-cells of these taxa, i. e. yeasts, ballistospores or microconidia, are interpreted as asexual stages.

Zusammenfassung: Basidiosporenbildung und -keimung ist bei den untersuchten auricularioiden Arten durch äußere Faktoren beeinflussbar. Es können Hefen, Schleudersporen oder Mikrokonidien gebildet werden. Unter gleichen Versuchsbedingungen führen beide Entwicklungsabläufe zu identischen Differenzierungsprodukten. Dies bedeutet, daß die Basidienzelle sich so verhalten kann wie die Basidiospore. Demnach ist die Ontogenese des Meiosporangiums mit der Bildung der Basidienzelle abgeschlossen. Die von ihnen nachfolgend gebildeten Basidiosporen müssen daher als vegetative Verbreitungseinheiten verstanden werden.

Basidienontogenese und -morphologie müssen als vergleichsweise konservative Merkmale der Basidiomyceten gewertet werden. Sie können daher häufig zur Abgrenzung natürlicher Verwandtschaften innerhalb dieser Pilzgruppe herangezogen werden. Heterobasidiomyceten zeichnen sich nun aber durch eine besondere Vielfalt ihrer Meiosporangientypen aus. Das kann als Ausdruck der Heterogenität dieser Pilzgruppe gewertet werden. Im typischen Fall wird pro Basidienzelle an einem Sterigma eine Basidioschleuderspore gebildet, wie dies in Abb. 4 durch den Rostpilz *Gymnosporangium clavariiforme* dargestellt ist. Das Cytoplasma der Mutterzelle wird sukzessive in die Spore gepumpt. Arten der *Ustilaginales* s.str., z. B. *Sphacelotheca polygøni-persicariae* (Abb. 3), besitzen gastroide Basidien mit repetitiver Basidiosporenknospung. Ein ähnlicher Modus mehrfacher Basidiosporenbildung findet sich bei *Agaricostilbum pulcherrimum* (Abb. 2), deren Basidienzellen bis zu 12 Sporen nacheinander an sockelartigen Sterigmen abknospen. Dagegen wird bei *Phleogena faginea* nur eine sitzende Spore pro Basidienzelle gebildet. Die Mutterzelle vakuolisiert im Verlaufe der Sporenbildung.

* Teil 48 der Reihe „Studien an Heterobasidiomyceten“.

Für die Bewertung dieser unterschiedlichen Sporenontogenien erscheint es wichtig, Informationen darüber zu erhalten, wie deren entwicklungsgeschichtliche Differenzierung durch äußere Faktoren beeinflusst werden kann. Es wurden daher drei Phragmobasidiomyceten verschiedener verwandtschaftlicher Zugehörigkeit experimentell-ontogenetisch auf diese Fragestellung hin untersucht.

Material und Methoden

Es wurden folgende Aufsammlungen und Kulturen untersucht: *Agaricostilbum pulcherrimum* (Berk. & Br.) Brady, Sutton & Samson, Argentina, Entre Rios, Palmar de Colon, leg. A. Manta, 11.11.1979; Kultur isoliert von R. J. Bandoni, RJB 6859. – *Gymnosporangium clavariiforme* (Pers.) DC. auf *Juniperus communis* L., Deutschland, Baden-Württemberg, Nürtingen, in einem Hausgarten, 24.6.1979, leg. R. Bauer, GD 849. – *Helicogloea lagerheimii* Pat., Deutschland, Baden-Württemberg: Tübingen, Schönbuch bei Hagelloch, zwischen Bogentor und Hohenentrigen, 480 m, leg. F. Oberwinkler, FO 36341. – *Phleogena faginea* (Fr.) Link, Scotland, New Kent, 1.1.1977, mis. R. Watling, FO 24396. – *Platygløea peniophorae* Bourd. & Galz., Deutschland, Baden-Württemberg: Tübingen, Schönbuch, Heuberger Tor, 480 m, 24.11.1984, leg. F. Oberwinkler, FO 36346. – *Sphacelotheca polygoni-persicariae* Deml & Oberw., Portugal, Madeira, Maroucos, Levada Machico-Canical, bei Terra do Cabo, ca. 220 m, 6.4.1984, leg. E. & G. Deml, GD 1655.

Als Kultivierungsmedien wurden verwendet: Wassertropfen auf Glasobjektträgern in Petrischalen; Wasseragar von 1-100 g Agar/l entmineralisiertes Wasser; 1,5%iger MYP-Agar: Malzextrakt 7 g, Hefeextrakt 1 g, Sojapepton 1 g, Agar 15 g pro l entmineralisiertes Wasser; Glasobjektträger auf 1,5%igem Wasseragar in Petrischalen.

Keimfähige Basidien bzw. Teleutosporen wurden aus ihren Lagern ausgeschnitten und mit 1,5%igem Wasseragar an Petrischalen-Deckel geklebt. Als Substrate dienten die oben beschriebenen Keimmedien. Die Platten wurden bei 16°C inkubiert und die Sporulationszeiten so gewählt, daß möglichst viele Basidiosporen einzeln auf die Substrate zu liegen kamen. Danach wurden die Petrischalen-Deckel gewechselt und die Platten erneut inkubiert. Ungeteilte oder sich septierende Basidien wurden einzeln so auf die Keimungssubstrate übertragen, daß sie Kontakt zur Unterlagen hatten. Diese Platten wurden ebenfalls bei 16°C inkubiert. Die lichtmikroskopische Auswertung wurde durch photographische Dokumentation ergänzt.

Ergebnisse

Unter natürlichen Bedingungen entwickeln *Gymnosporangium clavariiforme*, *Helicogloea lagerheimii* und *Platygløea peniophorae* Basidien, die von den Fruchtkörpern absteigen oder deren Sterigmen aus den Hymenien herausragen. Ihre Basidioschleudersporen bilden unter diesen Voraussetzungen Sekundärschleudersporen, die sich morphologisch nicht von ihren Mutterzellen unterscheiden.

Gymnosporangium clavariiforme parasitiert in der Dikaryophase auf *Juniperus communis*. Die langstieligen, zweizelligen Teleutosporen keimen ohne Ruhepause und bilden sporulierende Basidien aus. In Wasser und auf Wasseragar (bis zu 0,7 %ig) entwickeln die Basidiosporen ca. 2 Stunden nach Inkubation Keimschläuche vom Sterigentyp. Die Keimhype spitzt sich erst dann sterigmenartig zu, wenn sie aus dem wässrigen Substrat wächst. Sekundärschleudersporen werden apikal und asymmetrisch inseriert angelegt und ausdifferenziert. Auf 1,5 %igem Wasseragar keimen die Basidiosporen mit je einer unverzweigten und unseptierten Keimhype aus. Im folgenden wird dieser Hyphentyp als „Suchhyph“ bezeichnet. Wächst jedoch der Keimschlauch auf Glas, so schwillt seine Spitze bei Kontakt mit der Unterlage an und es wird ein Appressorium ausgebildet. In dieser Infektionsstruktur wird lichtoptisch ein Ring von ca. 1 µm Durchmesser sichtbar (Abb. 8: eingesetztes Teilbild mit Pfeilspitze!), dessen Feinstruktur und Funktion von Metzler (1982) beschrieben wurden (vgl. Bauer 1983, 1986).

In Wasser und auf Wasseragar (bis zu 0,7 %ig) sporulieren Basidien ähnlich wie bei ungestörter Entwicklung und identisch wie Basidiosporen bei gleichen experimentellen Bedin-

gungen. Die Länge des Sterigmas ist also wiederum abhängig von der Entfernung der bildenden Zelle zum Luftraum. Je nach Lage der Einzelzellen einer Basidie zur Wasseroberfläche können und müssen ihre Sterigmen unterschiedlich lang auswachsen. Werden Basidien aber auf 1,5 %igen Wasseragar übertragen und kommen sie in Kontakt zur Unterlage, so entwickelt jede Basidienzelle je eine unverzweigte und unseptierte Suchhyphe aus (Abb. 10). Bei Berührung mit Glas werden dann Appressorien angelegt (Abb. 6, 8). Dies sind erstaunliche und bemerkenswerte Übereinstimmungen in experimentell beeinflussbaren Differenzierungsmustern von Meiosporangienzellen und Basidiosporen. Das vierzellige, auricularioide Meiosporangium ist aber noch geeigneter als eine einzelne Spore, um die Reaktionsnormen ontogenetischer Form- und Gestaltbildungen einzelner Zellen zu testen. Wird etwa eine Basidie, die in Wasseragar gerade begann, an der terminalen Zelle ein Sterigma auszubilden, auf Glas übertragen, so wird deren Entwicklung bis zur Schleudersporenbildung fortgesetzt. Die übrigen Meiosporangienzellen aber wachsen mit Hyphen aus, die beim Anheften auf der Glasunterlage Appressorien differenzieren (Abb. 7). Langgestreckte, querseptierte Basidien sind häufig gekrümmt, so daß bei Exposition auf einem Keimmedium zumeist nicht alle ihrer Zellen dem Substrat aufliegen. Auf 1,5%igem Wasseragar werden dann von benachbarten Meiosporangienzellen Schleudersporen bzw. Suchhyphen gebildet (Abb. 9), und auf Glas kommt es neben der Ausdifferenzierung von Sterigmen mit Ballistosporen auch zum Auswachsen von Hyphen mit Appressorien (Abb. 5). Die Basidienzellen entwickeln sich also unter gleichen äußeren Bedingungen wie die Basidiosporen. Unter Verwendung identischer Terminologie heißt dies, daß morphologisch die entsprechenden „Keimstadien“ der beiden Organe Basidien und Basidiosporen, nicht unterscheidbar sind.

Platygløea peniophorae wächst mycoparasitisch vorwiegend auf der Corticiacee *Hypoderma praetermissum*. Neben Konidien werden in jungen Entwicklungsphasen vereinzelt Basidien im Hymenium des Wirtes gebildet. Wohl entwickelte Fruchtkörper des Parasiten sind als gelatinöse Pusteln auf den Wirtshymenien erkennbar. Sie enthalten eine Vielzahl üppig sporulierender, auricularioider Basidien. Auf 1,5 %igem MYP-Agar freigesetzte Basidiosporen knospen ca. 5 Stunden nach Inkubation repetitiv (Abb. 17). Nur vereinzelt keimen die Sporen mit Hyphen (Abb. 19) oder sie bilden Sekundärschleudersporen aus (Abb. 18).

Werden einzelne, junge Meiosporangien auf 1,5 %igen MYP-Agar übertragen, so verändern sie ihre Morphogenese, im Vergleich zur Normalausprägung, dramatisch: Es entstehen, vergleichbar den phragmobasidialen *Ustilaginales*, gastroide Basidien mit repetitiver Basidiosporenknospung, die pro Basidienzelle mehr als eine Hefezelle bilden (Abb. 11–16). Nur vereinzelt keimen Basidienzellen mit Hyphen (Abb. 16) oder sie erzeugen Schleudersporen.

Helicogloea lagerheimii wächst saprob, ohne auffällige corticioide Fruchtkörper, auf morschem Holz. Junge Basidien besitzen als Orte der Karyogamie ungewöhnliche, probasidiale Aussackungen (B a k e r 1936). Reife Meiosporangien sind deutlich auricularioid septiert und bilden Sterigmen mit Schleudersporen aus. Auf 1,5%igem MYP-Agar keimen die Basidiosporen zumeist mit kurzen Keimschläuchen, die apikal Mikrokonidien ab schnüren (Abb. 22–23). Nur vereinzelt werden Sekundärs sporen oder Keimhyphen gebildet.

Auch bei dieser Art wird die Reifung der Basidien auf 1,5 %igem MYP-Agar morphogenetisch umreguliert. Entsprechend der Basidiosporenkeimung gliedert jede Basidienzelle an einem kurzen Keimschlauch apikal Mikrokonidien ab (Abb. 20–21), und nur vereinzelt entstehen Hyphen oder Schleudersporen. Morphologisch sind demnach entsprechende Keimstadien von Basidiosporen und Basidienzellen nicht unterscheidbar.

Diskussion

Die Basidiosporenkeimung der untersuchten auricularioiden Arten ist substratabhängig. Im „Medium“ Luft wird die Schleudersporenbildung bevorzugt, während auf anderen Substraten Hyphen, Mikrokonidien oder Appressorien gebildet werden. Als Besonderheit fällt auf, daß *Gymnosporangium clavariiforme*, wie andere Rostpilze auch (Bauer 1986), in wässrigen Habitaten ebenfalls Sterigmen entwickelt. Besonders erstaunlich ist, daß sich auch die Basidienzellen bei ihrer Weiterdifferenzierung in oder auf entsprechenden Substraten wie die Basidiosporen verhalten. Die Schleudersporenbildung wird dann bevorzugt, wenn die Basidienzellen vom Substrat abgehoben sind. Dies trifft weitgehend auch für die natürliche Position der Basidien in Hymenien oder an Teleutosporen zu. Morphologisch sind also entsprechende Entwicklungsstadien von Basidienzellen und Basidiosporen nicht unterscheidbar, sie „keimen“ identisch. Ohne auf diese Zusammenhänge aufmerksam machen zu können, hat G ä u m a n n bereits 1964 (S. 478) die Basidiosporenbildung der Ustilaginaceen-Basidie als „Keimung“ beschrieben. Die experimentelle Beeinflussung der weiteren Entwicklung von Basidienzellen zeigt, daß ihr Keimungstyp nicht fixiert ist und daß sie gleich potent wie die Basidiosporen sind. Aus diesen Ergebnissen läßt sich zwingend ableiten, daß das Endprodukt der Meiosporangienentwicklung der untersuchten Arten nicht die Basidiospore, sondern vielmehr die Basidienzelle selbst ist. Je nach äußerer Bedingung ist ihr Keimungsverhalten verschieden; die „Keimung der Basidienzelle“ ist demnach nicht funktionell an die Meiose geknüpft. Aus dieser Sicht ist der Begriff „Meiospore“ für eine Basidiospore, die nach dem oben beschriebenen Modus gebildet wird, nicht angemessen. Das bedeutet aber auch, daß die Basidienzellen selbst als Meiosporen dienen könnten. Dies mag im Falle sich desintegrierender Tetrasporangien auricularioider Arten, wie z. B. von Rostpilzen, tatsächlich zutreffen. Es kann aber auch das gesamte Meiosporangium als Diaspore verwendet werden, wie es von Oberwinkler & Bandoni (1981) für *Tetragoniomyces uliginosus* beschrieben wurde.

Es bleibt nun die Frage zu prüfen, ob die unfixierten Differenzierungspotenzen der Basidienzellen als ursprünglich oder abgeleitet gewertet werden müssen. Nach Oberwinkler (1977, 1978, 1985) ist die Vielfalt der Sporenkeimung als phylogenetisch alt zu deuten. Weil die Weiterentwicklung der Basidienzellen nach obiger Ableitung aber einer Sporenkeimung gleichzusetzen ist, so muß auch ihr plastisches Verhalten einem evolutiv frühen Stadium entsprechen. Für *Gymnosporangium clavariiforme* wird zudem deutlich, daß die variable Morphogenese der Basidienzellen dieser Art keinen zusätzlichen Vorteil bietet, da für den nötigen Wirtswechsel unbedingt Basidiosporen gebildet werden müssen.

Eine phylogenetisch ursprüngliche Basidie könnte demnach einer Hyphenzelle entsprechen, die nach der Reifeteilung in meiotisch bedingte Kompartimente, „Meiozellen“, phragmentiert. Gewisse rezente Arten können hierfür als Indizien verwendet werden. So bilden die Basidienzellen von *Acerulopsora ichnocarpi* (Thirumalachar 1945), *Chrysocelis* sp. (Dietel 1928), *Coleosporium tussilaginis* (Bauer 1983), *Ochropora ariae* (unveröffentl.), *Puccinia malvacearum* (Klebahn 1914, Bauer unveröffentl.), *Scopella echinulata* (Thirumalachar 1950) nur lockere Tetrasporangien. Wenn sich die Meiosporangienkompartimente abrunden, zerfallen die Basidien sehr leicht in ihre Einzelzellen, die dann durchaus als Verbreitungseinheiten dienen können. Obwohl also die unmittelbar auf die Reifeteilung folgende „Meio-Diasporenbildung“ möglich ist und sicher frühzeitig auch realisiert war, blieb sie dennoch für die weitere evolutive Differenzierung der Basidiomyceten belanglos. Durch die Schleudersporen standen diesen

Pilzen zweifellos ebenfalls sehr früh vorzüglich an den Vektor Luft angepaßte Verbreitungseinheiten zur Verfügung. Aus vergleichend morphologischen und ontogenetischen Daten schloß daher O b e r w i n k l e r (1977, 1985) auf eine phylogenetische Weiterentwicklung von knospenden Hefen zu solchen mit einem Schleudersporenmechanismus. Diese Deutung wird durch karyologische Phänomene der Ballistosporen-Ontogenie nachdrücklich gestützt (B a u e r 1986).

Für Heterobasidiomyceten mit Basidien ohne Schleudersporenmechanismus bleibt nun noch zu prüfen, ob sie einen ursprünglichen, phylogenetisch alten Entwicklungszustand repräsentieren, oder ob sie sekundär gastroid geworden sind. Diese Frage kann nicht generell beantwortet werden, sie ist vielmehr für jede definierte Verwandtschaft gesondert zu klären. Als wichtiges, daher auch oft diskutiertes Beispiel, besprechen wir im folgenden die Brandpilze im engeren Sinne. Viele Arten der *Ustilaginales* vermehren sich in ihrer Haplophase als knospende Hefen. Die Tochterzellbildung gleicht nun in ihren ultrastrukturellen Details weitestgehend den Zelldifferenzierungsvorgängen bei der Basidiosporenbildung. Das konnten R a m b e r g & M c L a u g h l i n (1980) für *Ustilago maydis* und D e m l & al. (1985) für *Sphacelotheca polygoni-persicariae* mit transmissionselektronenmikroskopischen Befunden belegen. Werden die oben dargestellten Zusammenhänge berücksichtigt, so läßt sich unschwer folgern, daß die Basidienzellen der *Ustilaginales* s. str. als Primärhefenzellen determiniert sind und daß Basidiosporen Hefetochterzellen entsprechen. Diese Deutung wird durch karyologische Besonderheiten eindrucksvoll untermauert. Die Basidienzellen beider zitierter Arten knospen repetitiv, wobei jeweils der Kern der Mutterzellen in die Tochterzelle einwandert und sich erst dort teilt. Daraufhin kehrt ein Kern in die Basidienzelle zurück (R a m b e r g & M c L a u g h l i n l. c., Bauer, unveröffentl.). Identische Kernverhalten knospender Basidiomycetenhefen wiesen zunächst M c C u l l y & R o b i n o w (1972a, 1972b) bei *Leucosporidium scottii*, *Rhodotorula glutinis* und *Sporobolomyces salmonicolor*, sowie dann P o o n & D a y (1976) bei *Ustilago violacea* und T a y l o r & W e l l s (1979) bei *Bullera alba* nach. Demnach ist es naheliegend, typische Meiosporangien von *Ustilaginales*-Arten als primär gastroid zu werten. Die Beispiele von *Platyglaea peniophorae* und *Helicogloea lagerheimii* zeigen andererseits aber deutlich, daß auch rezente Phragmobasidiomyceten mit Schleudersporenmechanismen durch experimentelle Manipulation zur Ausbildung primär gastroider Basidien veranlaßt werden können. Der Unterschied liegt nun darin, daß die Brandpilze nur gastroider Meiosporangien auszubilden vermögen, während die Vergleichsarten normalerweise Schleuderspor-Basidien entwickeln, aber unter dem Einfluß bestimmter äußerer Bedingungen diese Potenz phänotypisch nicht realisieren können.

Die diskutierten Argumente eignen sich, um drei unterschiedliche evolutive Herkünfte für gastroider Heterobasidiomyceten zu postulieren. (1) Es ist nicht auszuschließen, daß sich gewisse Gruppen direkt von primär gastroiden Vorfahren ableiten lassen. Sie haben die Entwicklungsstufe mit Schleudersporstadien nicht erreicht. Für die überwiegende Zahl der Basidiomyceten ist aber gerade diese Eigenschaft der Ballistosporenbildung als besonders kennzeichnend anzusehen und auf ihre weitere Evolution von entscheidendem Einfluß gewesen. (2) Als Anpassung an veränderte Umwelt- und Entwicklungsbedingungen ist dieser Vorteil aber nicht durchgehend erhalten geblieben, d. h. der Schleuderapparat wurde sekundär-evolutiv zu gastroider Sporenbildung verändert. Daß diese Ableitung mehrfach konvergent abgelaufen ist, läßt sich für verschiedene secotioide Homobasidiomyceten überzeugend belegen. (3) Schließlich kann aber die gastroider Sporenbildung als eine potentiell-fakultative Eigenschaft auch dann noch realisiert werden, wenn die Normalsporulation mit Schleudersporenmechanismen abläuft. Ein solches Verhalten ließe sich als eine Art „atavistischer Rückerinnerung“ interpretieren, das durchaus in bestimmten Verwandt-

schaften fixiert werden konnte. In diesem Falle würde der Sporulationstyp primär gastroid organisiert sein, obwohl er sekundär entstanden ist.

Für die *Ustilaginales* s. str. lassen die oben angeführten Daten keine eindeutige Aussage zu. Das *Ustilago*-Meiosporangium kann sicher als primär gastroid gewertet werden. Nicht zu entscheiden ist aber, ob es direkt von ähnlich bis gleich konstruierten, ursprünglichen Gastro-Basidien, oder aber von Schleuderbasidien ableitbar ist.

Die Untersuchungen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Literatur

- BAKER, G. E. (1936) – A study of the genus *Helicogloea*. Ann. Mo. Bot. Gard. 23: 69–128.
- BAUER, R. (1983) – Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an *Uredinales*. Diss. Univ. Tübingen.
- (1986) – Basidiosporenentwicklung und -keimung bei Heterobasidiomyceten – Teil A: Experimentell-ontogenetische und karyologische Untersuchungen an keimenden Rostpilzbasidiosporen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 99: 67–81.
- DEML, G., F. OBERWINKLER & R. BAUER (1985) – Studies in Heterobasidiomycetes, Part 38. *Sphacelotheca polygoni-persicariae* G. Deml & Oberw. spec. nov. Phytopath. Z. 113: 231–242.
- DIETEL, P. (1928) – *Uredinales*. In Engler, A. – Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Bd. 6: 24–98.
- GÄUMANN, E. (1964) – Die Pilze. Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart.
- KLEBAHN, H. (1914) – *Uredineae*. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg V a: 69–903.
- MCCULLY, E. K. & C. F. ROBINOW (1972a) – Mitosis in heterobasidiomycetous yeasts. I. *Leucosporidium scottii* (*Candida scottii*). J. Cell. Sci. 10: 857–881.
- & – (1972b) – Mitosis in heterobasidiomycetous yeasts. II. *Rhodospidium* sp. (*Rhodotorula glutinis*) and *Aessosporon salmonicolor* (*Sporobolomyces salmonicolor*). J. Cell. Sci. 11: 1–31.
- METZLER, B. (1982) – Untersuchungen an Heterobasidiomyceten (23): Basidiosporenkeimung und Infektionsvorgang beim Birnengitterrost. Phytopath. Z. 103: 126–138.
- OBERWINKLER, F. (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. In Frey, W., H. Hurka & F. Oberwinkler: Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. G. Fischer Verlag, Stuttgart. pp. 59–105.
- (1978) – Was ist ein Basidiomycet? Z. Mykol. 44: 13–29.
- (1985) – Anmerkungen zur Evolution und Systematik der Basidiomyceten. Bot. Jahrb. Syst. 107: 541–580.
- & R. J. BANDONI (1981) – *Tetragoniomyces* gen. nov. and *Tetragoniomycetaceae* fam. nov. (*Tremellales*). Can. J. Bot. 59: 1034–1040.
- POON, N. H. & A. W. DAY (1976) – Somatic nuclear division in the sporidia of *Ustilago violacea*. III. Ultrastructural observations. Can. J. Microbiol. 22: 495–506.
- RAMBERG, J. E. & D. J. McLAUGHLIN (1980) – Ultrastructural study of promycelial development and basidiospore initiation in *Ustilago maydis*. Can. J. Bot. 58: 1548–1561.
- TAYLOR, J. W. & K. WELLS (1979) – A light and electron microscopic study of mitosis in *Bullera alba* and the histochemistry of some cytoplasmic substances. Protopl. 98: 31–62.
- THIRUMALACHAR, M. J. (1945) – Some noteworthy rusts. I. Mycologia 37: 295–310.
- (1950) – some noteworthy rusts. III. Mycologia 42: 224–232.

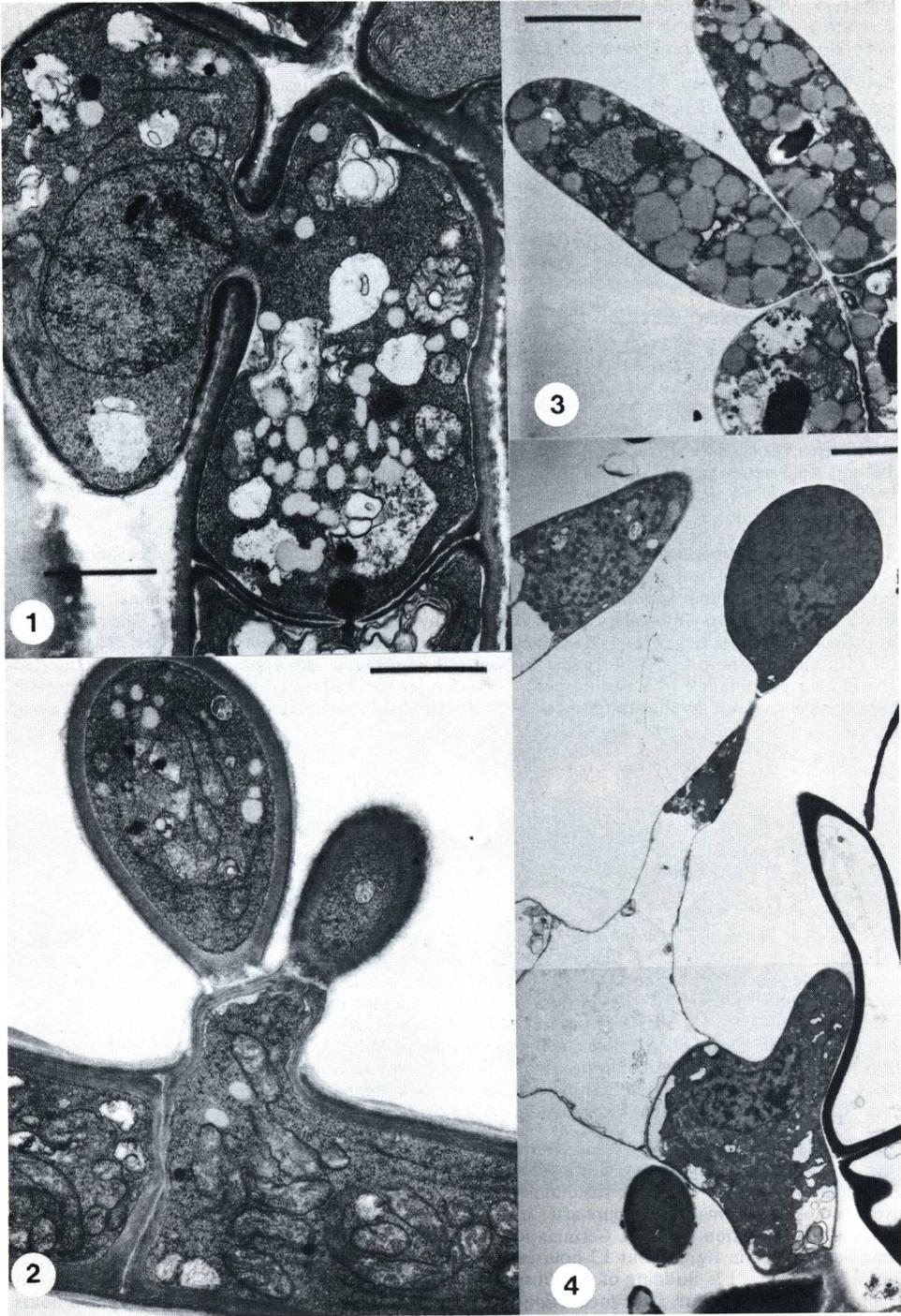


Abb. 1–4: Ultrastrukturelle Details sporulierender Phragmobasidien. Die Maßstäbe in Abb. 1–3 entsprechen 1 μm und in Abb. 4 jedoch 4 μm . Abb. 1: *Phleogena faginea*. Abb. 2: *Agaricostilbum pulcherrimum*. Abb. 3: *Sphacelotheca polygони-persicariae*. Abb. 4: *Gymnosporangium clavariiforme*.

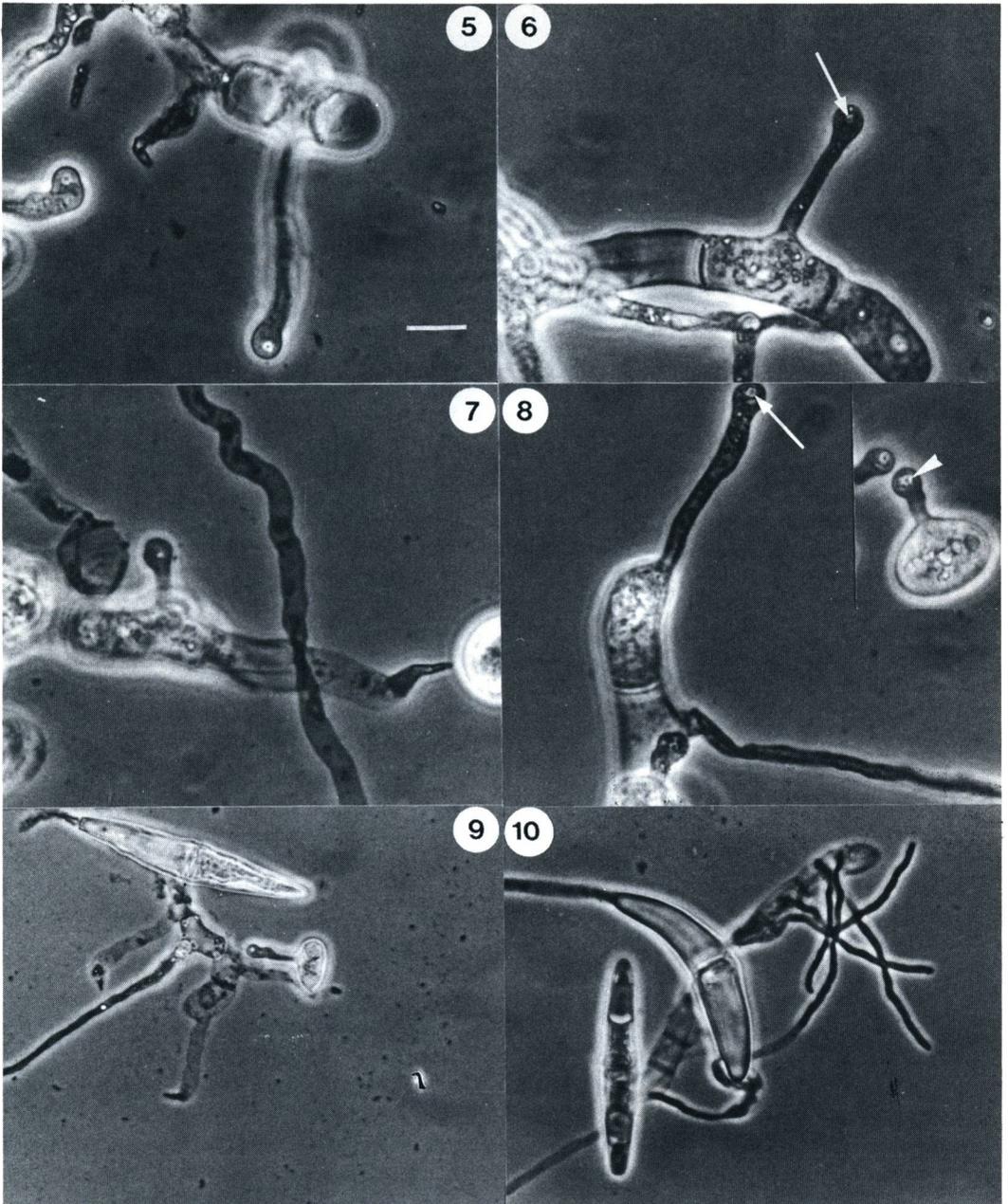
Figs. 1–4: Ultrastructure of sporulating phragmobasidia. Bars in figs. 1–3 equal 1 μm ; in fig. 4 the scale is 4 μm . Fig. 1: *Phleogena faginea*. Fig. 2: *Agaricostilbum pulcherrimum*. Fig. 3: *Sphacelotheca polygони-persicariae*. Fig. 4: *Gymnosporangium clavariiforme*.

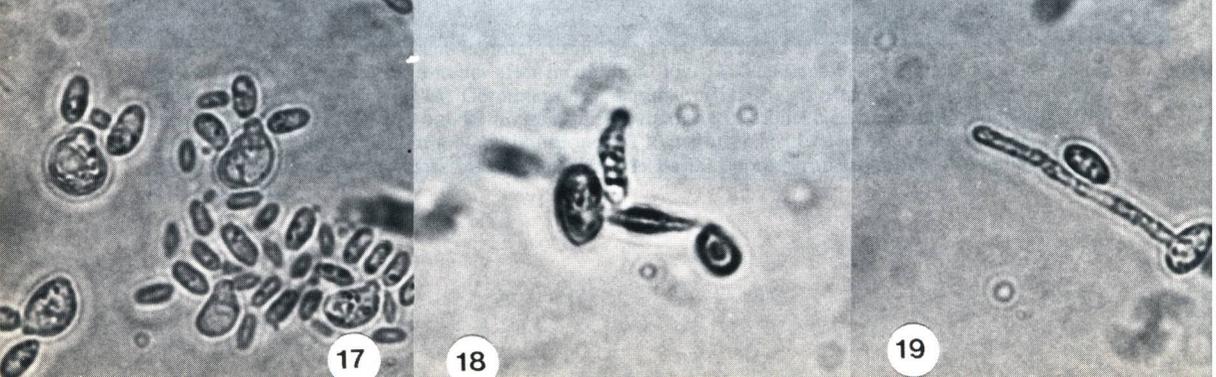
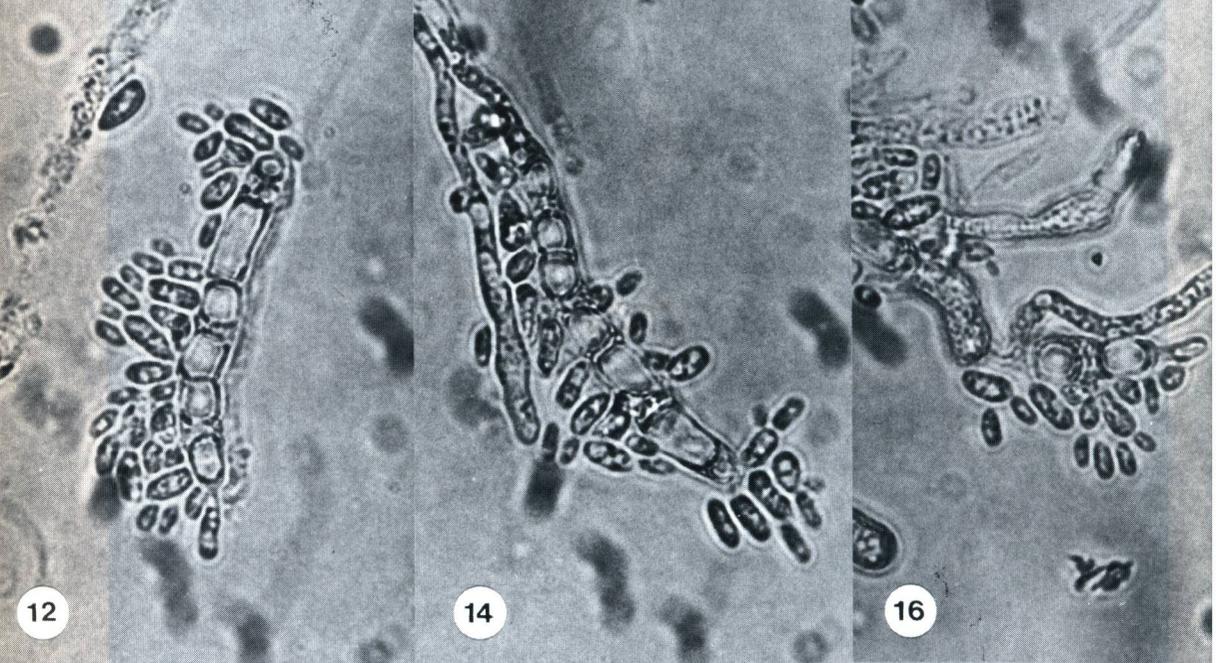
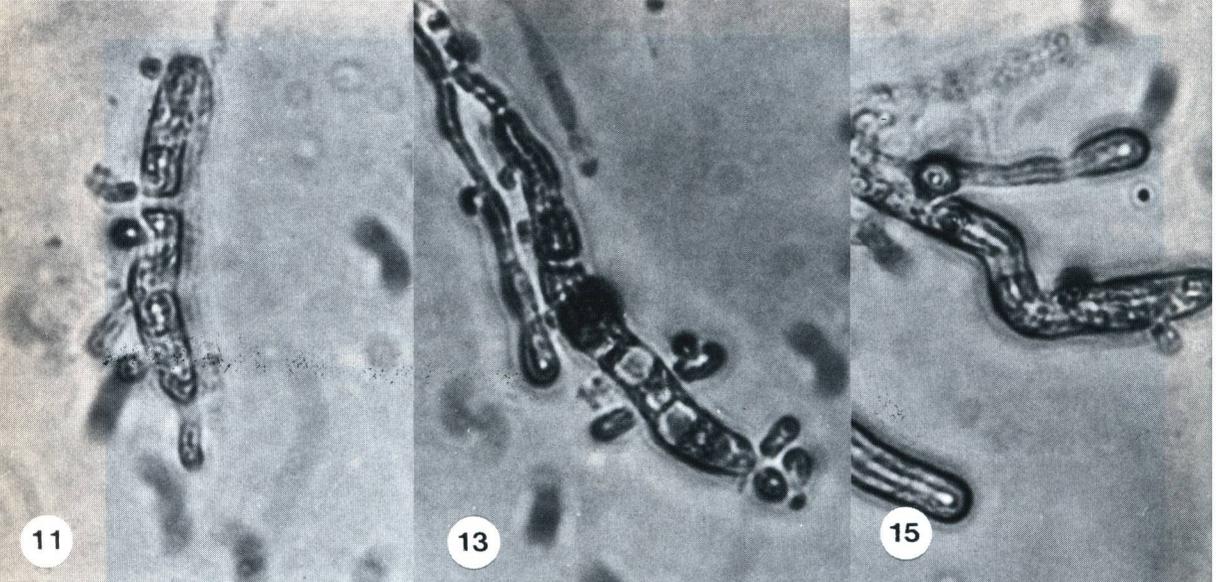
Abb. 5–10: *Gymnosporangium clavariiforme*: Keimung der Basidienzellen und einer Basidiospore auf 1,5 %igem Wasseragar, bzw. auf Glas. Der Maßstab entspricht 10 μm bei den Abb. 5–8 und 25 μm bei den Abb. 9 und 10. Abb. 5: Terminale Basidienzelle mit Hyphe und Appressorium, subterminale, entleerte Zelle mit Sterigma. Abb. 6: Interkalare Basidienzelle mit Hyphe und Appressorium auf Glas. Der Pfeil verweist auf den Appressorialring. Abb. 7: Terminale Basidienzelle mit Sterigma und Basidiospore, benachbarte Basidienzelle mit Appressorium. Abb. 8: Terminale Basidienzelle auf Glas mit Hyphe und Appressorium. Eingesetztes Bild: Identisches Keimstadium einer Basidiospore. Pfeile markieren die Appressorialringe. Abb. 9: Eine Suchhyphe und 3 Sterigmen an einer Basidie. Abb. 10: Alle 4 Basidienzellen mit Suchhyphen auf 1,5 %igem Wasseragar.

Figs. 5–10: *Gymnosporangium clavariiforme*: Germination of basidial cells and of one basidiospore on 1.5 % water-agar, and on glass respectively. The bar equals 10 μm in figs. 5–8 and 25 μm in figs. 9 and 10. Fig. 5: Terminal basidial cell with hypha and appressorium, however subterminal, empty cell with a sterigma. Fig. 6: Intercalary basidial cell with hypha and appressorium on glass. The arrow indicates the appressorial ring. Fig. 7: Terminal basidial cell with sterigma and basidiospore, neighbouring cell with appressorium. Fig. 8: Terminal basidial cell with hypha and appressorium on glass. Inserted fig.: Similar germination of a basidiospore. Arrows refer to appressorial rings. Fig. 9: Basidium with 3 sterigmata and one hyphal outgrowth. Fig. 10: On 1.5 % water-agar all 4 basidial cells developed hyphae.

Abb. 11–19: *Platygløea peniophorae*: Keimung der Basidiosporen und Basidienzellen auf 1,5 %igem MYP-Agar. Der Maßstab von 5 μm gilt für alle Abbildungen. Abb. 11: Hefeknosung der Basidienzellen 5 Stunden nach Inkubation. Abb. 12: Gleiche Basidie wie die in Abb. 11, aber nach 12 Stunden Inkubation. Abb. 13: Repetitive Basidiosporenbildung 5 Stunden nach Inkubation. Abb. 14: Gleiche Basidie wie die in Abb. 13, aber 12 Stunden nach Inkubation. Abb. 15: Basidienzellenkeimung 5 Stunden nach Inkubation. Abb. 16: Gleiche Basidie wie die in Abb. 15, aber nach 12 Stunden Inkubation: Drei Basidienzellen knospen hefeartig, eine Zelle keimt mit einer Hyphe. Abb. 17: Hefeknosung der Basidiosporen 12 Stunden nach Inkubation. Abb. 18: Sekundärsporenbildung 6 Stunden nach Inkubation. Abb. 19: Hyphekeimung einer Basidiospore 6 Stunden nach Inkubation.

Figs. 11–19: *Platygløea peniophorae*: Germination of basidiospores and basidial cells on 1.5 % MYP-agar. The scale corresponds to 5 μm in all illustrations. Fig. 11: Budding of basidial cells after 5 hours of incubation. Fig. 12: The same basidium as in fig. 11, but 12 hours after incubation. Fig. 13: Repetitive basidiospore formation 5 hours after incubation. Fig. 14: The same basidium as in fig. 13, but 12 hours after incubation. Fig. 15: Germination of basidial cells 5 hours after incubation. Fig. 16: The same basidium as in fig. 15, but 12 hours after incubation: 3 basidial cells are budding, one cell develops a hypha. Fig. 17: Budding of basidiospores 12 hours after incubation. Fig. 18: Development of secondary spores 6 hours after incubation. Fig. 19: Basidiospore germination with a hypha 6 hours after incubation.





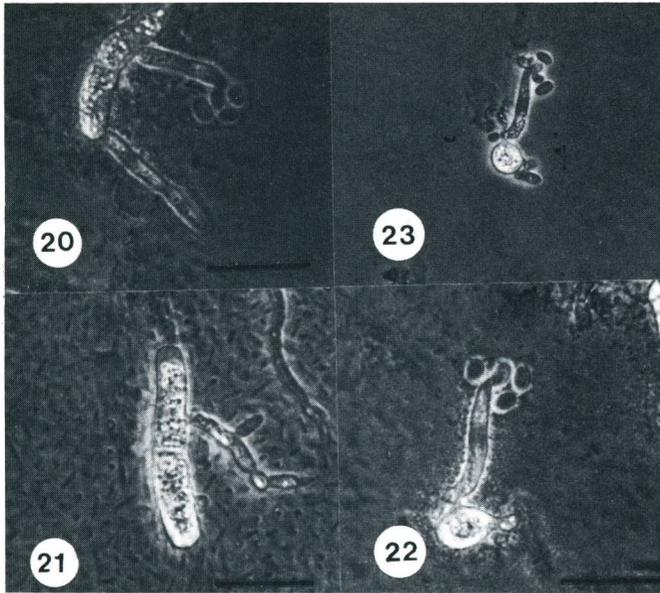


Abb. 20–23: *Helicogloea lagerheimii*: Keimung der Basidiosporen und Basidienzellen auf 1,5 %igem MYP-Agar. Der Maßstab entspricht $8\ \mu\text{m}$ bei den Abbildungen 20–22 und $5\ \mu\text{m}$ bei der Abbildung 23. Abb. 20: Basidienzelle mit kurzem Keimschlauch, an dem Mikrokonidien abgeschnürt werden (5 Stunden nach Inkubation). Abb. 21: Mikrokonidienbildung an einer Basidienzelle. Abb. 22, 23: Basidiosporen mit Mikrokonidien an kurzen Keimschläuchen (6 Stunden nach Inkubation).

Figs. 20–23: *Helicogloea lagerheimii*: Germination of basidiospores and basidial cells on 1.5 % MYP-agar. The bar corresponds to $8\ \mu\text{m}$ in figs. 20–22 and to $5\ \mu\text{m}$ in picture 23. Fig. 20: Basidial cell with short germination tube producing microconidia apically and 5 hours after incubation. Fig. 21: Basidial cell which produces microconidia. Figs. 22, 23: Basidiospores with short germination tubes developing microconidia after 6 hours of incubation.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der **DGfM**.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Hefreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [52_1986](#)

Autor(en)/Author(s): Bauer R., Oberwinkler Franz

Artikel/Article: [Experimentell-ontogenetische Untersuchungen an Phragmobasidien 259-269](#)